Gunnera macrophylla Blum.

Inaugural-Dissertation

vorgelegt der

hohen philosophischen Facultät der Universität Marburg

behufs

Erlangung der philosophischen Doctorwürde

von

Paul Merker
aus Berlin.

MARBURG.
Druck von Georg Schirling.
1888.

Seinem hochverehrten Lehrer

Herrn Professor Dr. K. Goebel

in

Dankbarkeit gewidmet

vom Verfasser.

Die von Endlicher[1]) aufgestellte Familie der Gunneraceen ist besonders interessant

1) durch verschiedene morphologische Erscheinungen,
2) durch den anatomischen Bau des Stammes,
3) durch die eigentümliche Symbiose mit Nostoc.

Reinke[2]) giebt in seinen „Untersuchungen über die Morphologie der Vegetationsorgane von Gunnera" eine ausführliche Beschreibung von Gunnera scabra R. P., dagegen fehlt eine solche für die anderen Arten der Gattung.

Wenngleich Reinke den anatomischen Bau der Stränge von G. scabra festgestellt hat, so ist es ihm dennoch nicht gelungen eine genaue Beschreibung von dem Verlauf der einzelnen Stränge zu geben und die Frage endgültig zu entscheiden, ob der Stammaufbau bei Gunnera nur durch Blattspurstränge oder auch gleichzeitig durch stammeigene Stränge bewirkt wird.

Reinke verfolgte den Strangverlauf hauptsächlich bei Keimpflanzen der G. scabra, da die Feststellung desselben bei älteren Pflanzen wegen der ungeheuren Verschränkung, Gleichartigkeit und der grossen Anzahl von Strängen zur Unmöglichkeit wird.

Gunnera macrophylla Blum, welche sowohl morphologisch wie anatomisch von G. scabra sich wesentlich unterscheidet, bietet diese Schwierigkeiten nicht. Das mir zur Verfügung gestellte Alkohol-Material dieser Pflanze wurde von Herrn Professor Dr. K. Goebel im Jahre 1885 auf Java und zwar in Tjiboeroem am Gedéh gesammelt.

Der aufrechte, cylindrisch gestreckte, wenig fleischige und niemals knollenförmig verdickte Stamm der G. macrophylla zeigt eine Dicke von 3—4 cm und eine Länge von circa 25 cm. Seine Farbe ist eine grünlichbraune und seine Oberfläche mit feinen roten Borstenhaaren, sowie ab und zu mit Kork bedeckt. Der Stamm besitzt nur sehr kurze und undeutliche Internodien, wird durch Achselsprosse fortgesetzt und weist, als solche der unteren Blätter, sehr lange und ca. 1 cm starke Ausläufer auf. Die bei G. scabra vorkommenden Nebenblätter fehlen der G. macrophylla.

Die Blattstellung ist eine spiralige. Die jungen Blätter sind in der Knospenlage stark gefaltet und eingerollt; die Blattzähne sondern reichlich einen stark gerbstoffhaltigen Schleim ab, welcher das junge Blatt vollständig bedeckt. Sind die Blätter entfaltet, so hört die Schleimabsonderung auf und die Lacinien trocknen ein. Die Blätter sind fast nierenförmig, der Rand

---

[1]) Endlicher, Genera plantarum, pag. 285.
[2]) Reinke, Morphologische Abhandlungen, Leipzig 1873, W. Engelmann.

gekerbt-gezähnt; die Blattspreite ist 60—70 cm lang und ebenso breit. Im Jugendzustand ist das Blatt weich behaart, später erscheinen Blattstiel und Blattrippen rauh. Der stumpf dreikantige Blattstiel erreicht eine Länge von 60—70 cm, sein unterer Teil ist scheidenförmig verbreitert, läuft den Stamm entlang und ist zu beiden Seiten des Blattstiel-Hauptstranges mit wulstigen Erhebungen besetzt.

Die bei der G. scabra vorkommenden hakenartigen Emergenzen, welche Blattstiel und Blattrippen bedecken, fehlen der G. macrophylla.

Die Inflorescenzen stehen terminal, erreichen eine Länge von 60—90 cm und stellen eine zusammengesetzte Ähre dar. Das Aufblühen geschieht akropetal. Die Blüten der untersten Ährchen gelangen zuerst zur Entfaltung, alsdann schreitet die Entwicklung der einzelnen Ährchen nach dem Scheitel des Blütenstandes fort.

Horsfield[1]) giebt an, dass die Blüten der G. macrophylla entweder hermaphroditisch oder diklinisch, im letzteren Fall monöcisch sind. Die von mir untersuchten Blüten waren sämtlich zwitterig.

Das Perianthium ist vierblättrig, der Kelch bildet eine Röhre mit zweilippigem, spitzem, rötlichem Saum. Die Blumenkrone besteht aus zwei zarten, hinfälligen, an der Spitze zerschlitzten Blättern, welche mit den beiden Kelchblättern abwechseln. Staubgefässe sind zwei vorhanden; sie stehen episepal, den Blumenblättern opponiert; ihre Theken springen in Längsspalten auf.

Die Pollenkörner sind annähernd tetraedrisch gebaut. Ihre Exine ist derb, gefeldert, die Wände doppelt contouriert. Die Exine zeigt drei Öffnungen, durch welche die Intine mit der Fovilla sich warzenartig nach aussen stülpt. Diejenigen Stellen der Intine, welche ausserhalb der Exine liegen, sind stark verdickt (Fig. I i). Intine und Exine sind durch ihre Reaktion auf Chlorzinkjod deutlich zu unterscheiden; die Intine nimmt eine violette Färbung an, die Exine bräunt sich.

Die Pollenkörner der G. macrophylla und G. scabra sind gleich gebaut und haben grosse Ähnlichkeit mit denen von Bryonia dioica, welche Luerssen[2]) beschrieben hat.

Der Fruchtknoten ist unterständig, einfächerig, eineiig und besitzt zwei Narben. Die Samenknospe ist hängend und epitrop. Die Frucht ist eine einsamige Drupa, welche von den Eingeborenen Javas als Stimulans gebraucht wird. Der Same ist endospermhaltig, der Embryo sehr klein.

Sowohl bei G. macrophylla als auch bei G. scabra zeigen sich auf Längs- und Querschnitten in der Stammrinde unregelmässige, dunkelgrüne Flecke, welche sich bei näherer Untersuchung als Nostoc-Colonien erwiesen (Fig. II, III und IV no). Über das Eindringen des Nostoc in den Stamm von Gunnera soll später ausführlich berichtet werden.

Die knollig verdickten Stämme der Gunnera scabra, welche zur Vergleichung dienten, waren im hiesigen botanischen Garten gezogen. Ihre Dicke schwankte zwischen 6 und 7 cm, ihre Länge zwischen 15 und 20 cm. Korkbildung trat nirgends auf.

---

[1]) Horsfield (Bennett-Brown) Plantae Javanicae rariores. London 1844, pag. 70 ff.

[2]) Luerssen, Zur Controverse über die Einzelligkeit oder Mehrzelligkeit des Pollens der Onagrarieen, Cucurbitaceen und Corylaceen (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1869—1870, pag. 34 ff.).

Zweck vorliegender Arbeit soll es sein zu untersuchen:

1) den groben anatomischen Bau des Stammes,
2) den Verlauf der einzelnen Stränge,
3) den gesamten Stammaufbau,
4) den feineren anatomischen Bau der einzelnen Stränge,
5) die Colleteren und die Stammdrüsen, sowie die Symbiose mit Nostoc bei Gunnera macrophylla Blum.

Allgemeines über den groben anatomischen Bau des Stammes.

Ein Querschnitt durch den Stamm von G. macrophylla ist in natürlicher Grösse in den Figuren II, III und IV wiedergegeben. Man kann deutlich vier grössere Platten, welche peripherisch gestellt sind, unterscheiden. Zwischen diesen, sowie im Inneren des Stammes befinden sich kleinere und grössere Stränge, von denen einige in Teilung begriffen sind (Fig. III n). Die in der Rinde befindlichen, unregelmässigen, grünblauen Flecke sind Nostoc-Colonien (Fig. II, III und IV no). Das Querschnittsbild ist also ein von den übrigen Dikotylen sehr abweichendes.

Dem Stamm dicht an liegt der Blattstiel b (Fig. II). Dieser besitzt einen centralen, aus vielen Strängen zusammengesetzten Hauptstrang (Fig. II h), sowie je zwei stärkere und schwächere Nebenstränge (Fig. II n und f). Legt man durch denselben Stamm, jedoch an der Stelle, an welcher sämtliche Stränge des Blattes b in den Stamm eingetreten sind, einen Schnitt, so erhält man ein Bild wie es in Figur III wiedergegeben ist. Die Platte 1 (Fig. II) hat sich geteilt und bildet jetzt eine grössere (1) und eine kleinere Platte (2 Fig III). Die Platten 2 und 3 (Fig. II) sind zu einer grossen Platte 3 (Fig. III) verwachsen. Die Platte 4 (Fig. II) hat sich nicht geteilt, sondern nur eingerollt (Fig. III 4.)

Die zarteren Nebenstränge des Blattes b (Fig. II f) sind in ihrer peripherischen Stellung verblieben (Fig. III f), die stärkeren (Fig. II n) sind hinter die Platten 1 und 4 getreten und befinden sich in Teilung (Fig. III n). Ein Teil der Stränge des centralen Blattstielcylinders (Fig. II h) steht in der Peripherie (Fig. III e), ein anderer ist bis in die Mitte des Stammes vorgedrungen (Fig. III i).

Bei axilen Längsschnitten durch den Stamm sieht man stets zwei seitlich gestellte, grössere Platten, welche hin und wieder miteinander verwachsen. Durch diese Verwachsung werden Stammlücken gebildet, in welchen die Blätter inseriert sind. An diese längsverlaufenden Platten legen sich die Spurstränge der Blätter und der Achselsprosse an, um mit den Platten zu verschmelzen.

Während bei G. macrophylla auf Längs- und Querschnitten, ausser den verschieden starken Strängen, stets festere Platten auftreten, fehlen die letzteren bei G. scabra. Die Stränge der G. scabra verwachsen nur auf verhältnismässig kurze Strecken miteinander, variieren nicht sehr in ihrem Durchmesser und durchziehen, sich stark krümmend, den Stamm regellos nach allen Richtungen. Daher erklärt es sich, dass ein Längsschnitt durch den Stamm von G. scabra von einem Querschnitt derselben Pflanze nur durch eine geringere Anzahl querverlaufender Stränge unterschieden ist. Durch letztere Thatsache, sowie durch das

Fehlen der festen Platten ist G. scabra von G. macrophylla schon makroskopisch leicht zu unterscheiden.

Die grosse Zahl, sowie die starke Verschränkung der Stränge verhindern bei G. scabra ein genaues Verfolgen des einzelnen Stranges. Längs- und Querschnitte, sowie Maceration und Freipräparation führten betreffs des Strangverlaufes zu keinem befriedigenden Resultat.

Günstiger gestalteten sich die Bedingungen bei G. macrophylla, und soll im nachstehenden Kapitel über den Strangverlauf derselben eingehender berichtet werden.

Verlauf der einzelnen Stränge.

Behufs genauer Feststellung des Verlaufes der einzelnen Stränge wurde zuerst die von C. Naegeli[1]) empfohlene Methode der successiven Querschnitte eingeschlagen. Da sich dieses Verfahren für den Stamm von G. macrophylla nicht als praktisch erwies, so wurde zur Maceration und zum Freipräparieren geschritten. Ein ca. 15 cm langes Stammstück, welches zehn Minuten in salzsäurehaltigem Wasser behufs Erweichung gekocht war, wurde mittelst des Skalpells von der Rinde und dem Grundparenchym befreit. Letzteres liess sich ziemlich leicht entfernen und haftete nur an denjenigen Stellen fester, an welchen mehrere Stränge zusammentrafen. Nach beendeter Präparation wurde das Skelett durch Eau de Javelle gebleicht und von dem noch anhängenden Grundparenchym befreit. Völlige Entfärbung des Skelettes konnte jedoch erst durch Behandlung mit einer spirituösen Lösung von schwefliger Säure erzielt werden. Fig. V stellt das freipräparierte Stammstück von G. macrophylla in natürlicher Grösse dar.

Einzelne Stränge liessen sich nun bis zu ihrer Ansatzstelle genau verfolgen, bei anderen hingegen, speziell bei den quer durch den Stamm absteigenden, war der Verlauf nur auf kurze Stellen sichtbar. Um alle Stränge in ihrer ganzen Ausdehnung freilegen und um genau entscheiden zu können, ob der Stammaufbau nur durch Blattspurstränge oder auch zu gleicher Zeit durch stammeigene Stränge bewirkt wird, wurde ein zweites Stammstück durch einen axilen Längsschnitt halbiert und jede Hälfte für sich nach dem oben angegebenen Verfahren freipräpariert. Das Ergebnis der Untersuchung war folgendes:

A. Blattstiel-Hauptstrang.

Jeder Blattstiel besitzt, wie oben erwähnt, einen centralen, zusammengesetzten Hauptstrang und seitlich von diesem je zwei stärkere und schwächere Nebenstränge (Fig. VI—X h, n und f).

Der Hauptstrang bildet bei seinem Eintritt in den oberen Teil des Blattes einen geschlossenen kanellierten Cylinder (Fig. V und VI h) und zeigt in seinem Centrum einen sekundären Strang (Fig. V und VI s). Dieser letztere legt sich an die inneren Stränge des Hauptstranges (Fig. VIII—X i) an und verwächst mit diesen bevor dieselben in den Stamm eintreten (Fig. X s).

---

[1]) C. Naegeli, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Leipzig 1858—68.

Nach dem Stamm zu zerfällt der Hauptstrang, dessen Kanellierungen durch Aneinanderlegen und Verwachsung vieler Stränge gebildet werden, in zwei grössere Stranggruppen, die man als innere (Fig. V und VIII i) und äussere (Fig. V und VIII e) bezeichnen kann. Beide Stranggruppen sind durch eine Lücke (Fig. V l) deutlich getrennt. Der Strangverlauf ist kein gleicher; die inneren Stränge gehen nach dem oberen, die äusseren nach dem unteren Teil der Blattlücke, beide Gruppen legen sich jedoch nie aussen, sondern stets im Innern des Stammes an grössere Platten an. Sowohl die innere, wie die äussere Stranggruppe spaltet sich in ihrem weiteren Verlaufe, die Stränge isolieren sich und divergieren ungleich nach unten. Die inneren Stränge sind viel länger als die äusseren, verlaufen schief durch den Stamm und legen sich an der, der Blattinsertion entgegengesetzten Seite, an grössere Platten an.

α. Verlauf der inneren Stränge des Blattstiel-Hauptstranges.

Die inneren Stränge des Blattstiel-Hauptstranges steigen, das Grundparenchym durchsetzend, schief durch den Stamm ab (Fig. V, Blatt 3 i), verwachsen miteinander, sind ab und zu durch kleine querverlaufende Stränge verbunden, trennen sich wieder und legen sich im Inneren des Stammes, oberhalb des zweiten tiefer inserierten Blattes (Fig. V, Blatt 1), an die Platten an, um schliesslich mit diesen zu verwachsen.

β. Verlauf der äusseren Stränge des Blattstiel-Hauptstranges.

Die äusseren Stränge spalten sich wiederholt nach dem Grunde der Blattlücke zu und zerfallen in mittlere und seitliche Stränge. Die mittleren (Fig. V m) verlaufen fast geradlinig d. h. in der Richtung der Blattstielachse, die seitlichen spalten sich und divergieren ungleich nach dem Grunde der Blattlücke zu. Alle äusseren Stränge des Blattstiel-Hauptstranges setzen sich im Innern des Stammes, unmittelbar unterhalb der Blattlücke, in welcher sie stehen, an und verwachsen dort mit den Platten.

Beim Blatt b (Fig. II) sind die Blattspurstränge noch nicht in den Stamm eingetreten. Man erkennt deutlich den Blattstiel-Hauptstrang (h) und innerhalb desselben den sekundären Strang (s), welcher sich bereits geteilt hat und an die innere Stranggruppe von h getreten ist. In Figur III sind sämtliche Spurstränge des Blattes b in den Stamm eingetreten; die äusseren Stränge (e) des Blattstiel-Hauptstranges befinden sich an der Peripherie, die inneren (i) im Centrum des Stammes. Beim Stammquerschnitt, welchen Figur IV darstellt, kann man die Spurstränge zweier Blätter (b und B) noch deutlich verfolgen. Während die inneren Stränge (i) des Blattes b eben in den Stamm eingetreten sind, sind diejenigen (J) des Blattes B bereits weiter vorgedrungen und stehen im Begriff sich an die Platten 3 und 4 anzulegen. Bei beiden Blättern sind die äusseren Stränge (e und E) an der Peripherie des Stammes verblieben.

Figur VI—X veranschaulicht die Trennung und Verwachsung des sekundären Stranges (s) mit den inneren Strängen (i) des Blattstiel-Hauptstranges.

B. Nebenstränge des Blattstiels.

Die vier Nebenstränge des Blattstiels besitzen in ihrem centralen Teil keinen sekundären Strang und entspringen nie in derselben Blattlücke, in welcher das Blatt steht, zu dem

sie gehören. Bis ungefähr zur Mitte des Blattstiel-Hauptstranges, von welchem sie seitlich gestellt sind, gehen sie geradlinig fort, wachsen dann durch die Platten nach dem Innern des Stammes hindurch, teilen sich, legen sich an die Platten, welche sie durchbrochen haben an, verlaufen auf derselben Seite bis zur Ansatzstelle des vierten tiefer inserierten Blattes und verwachsen dort mit den Platten, an welche sie sich angelegt hatten.

In Figur II und IV Blatt b sind die Nebenstränge (n) noch ungeteilt und befinden sich vor den Platten 1 und 4. In Figur III Blatt b und Figur IV Blatt B sind die Nebenstränge (n und N) hinter die Platten getreten und haben sich geteilt. Der rechte Nebenstrang (N) des Blattes B (Fig. IV) befindet sich innerhalb der Platte 1 und ist daher noch ungeteilt. Die feineren Nebenstränge (Fig. II—V f) teilen sich nicht, wenn sie die Platten durchbrochen haben.

C. Verlauf der Stränge des Achselsprosses.

In der Achsel eines jeden Blattes befindet sich eine Sprossanlage, welche, wie überhaupt der Stamm und die Blattstiele von G. macrophylla, mit einem feinen Haarpelz bedeckt ist. Der Spross stellt eine ruhende Knospe dar, welche erst austreibt, wenn der Stamm seinen Vegetationspunkt verloren hat und dann nur Blätter hervorbringt. Wegen dieses Verharrens des Achselsprosses im Jugendzustand, weist der Stamm von G. macrophylla keine Verzweigungen auf. Dasselbe ist auch der Fall bei Gunnera scabra[1]) und manicata[2]). Bei den beiden letzteren Pflanzen gelingt es der gärtnerischen Kunst, aus einem Blatt und dem dazu gehörigen Achselspross eine neue Pflanze zu ziehen. Ein Querschnitt durch den Achselspross (Fig. V ax) zeigt einen geschlossenen, aus vielen Strängen zusammengesetzten, Gefässcylinder, welcher, nach dem Stamm zu, sich in zwei Stranggruppen, die sich später wieder teilen können, trennt, (Fig. XIII und XIV ax_1 und ax_2) und welch letztere dann mit den Stammplatten zu beiden Seiten desjenigen Blattes, zu dem der Achselspross gehört, verwachsen. Figur XI stellt einen Querschnitt durch den Blattstiel b und den Achselspross (ax) dar, dessen Gefässcylinder noch völlig geschlossen ist. Dieser Strangcylinder entspricht dem Blattstiel-Hauptstrang, jedoch zeigt der erstere nie in seinem centralen Teil einen sekundären Strang. In Figur XII beginnt der Achselspross sich zu teilen, in Figur XIII ist er in zwei völlig getrennte Stranggruppen (ax_1 und ax_2) zerfallen; Figur XIV zeigt eine nochmalige Teilung der Stranggruppe ax_1, während die Gruppe ax_2 im Begriff steht mit der Platte (pl_2) zu verwachsen.

Im gleichen Grade wie der Achselspross sich teilt, geschieht dies auch bei der Platte pl (Fig. XI). In Figur XII wird die Trennung eingeleitet, in Figur XIII besteht die Platte schon aus zwei Teilen (pl_1 und pl_2), welche sich in Figur XIV noch mehr von einander getrennt haben. Durch diese Teilung der Platten entstehen die Stammlücken, in welchen die Blätter und deren Achselsprosse inseriert sind.

---

[1]) Reinke, Morphologische Abhandlungen.

[2]) Illustration horticole 4e série, tome XXVIII, Gand 1881, pag. 40—42.

Der Stammaufbau.

Nachdem vorstehend über den Strangverlauf der Blätter und ihrer Achselsprosse berichtet wurde, erübrigt es noch, die Zusammensetzung der Platten und den gesamten Stammaufbau zu erklären.

Die Platten erscheinen bei dem freipräparierten Skelett als Holzkörper, deren Umfang nach der Wurzel zu sich bedeutend vergrössert. Sie können sich teilen und miteinander verwachsen, sowie sich bandartig ein- und aufrollen (Fig. II, III, IV, 1—4). Eine zusammengerollte Platte teilt sich nie durch Einschnürung, sondern rollt sich stets vorher auf und trennt sich dann erst in zwei oder mehrere kleinere Platten.

Die Platten entstehen durch Aneinanderlegen und Verwachsen von Blattspur- und Achselsprossträngen. Da die Stränge des Achselsprosses bei etwaiger Entwicklung stets in Blätter ausbiegen, so sind auch diese Stränge als Blattspurstränge zu bezeichnen. Mithin nehmen an der Plattenbildung nur Blattspurstränge teil.

Betrachtet man nun eine bestimmte Platte, z. B. die in Figur V mit A bezeichnete, so findet man dieselbe aus folgenden Strängen zusammengesetzt:

1) aus den äusseren Strängen (e) des Blattes 4,
2) aus einem Teil der Spurstränge des zum Blatt 4 gehörigen Achselsprosses (ax),
3) aus den Nebensträngen f und n des Blattes 3,
4) aus den inneren Strängen (i) des Hauptstranges des Blattes 3,
5) aus einem Teil der äusseren Stränge (e) des Blattes 3.

Weil nun ausser den Platten und den einzelnen Blattspursträngen keine anderen Stranggruppen in der G. macrophylla vorkommen, so wird der gesamte Stammaufbau dieser Pflanze nur durch Blattspurstränge bewirkt.

Da die Blattinsertion eine sehr dichte ist und jedes Blatt eine grössere Anzahl von Strängen in den Stamm entsendet, so muss die Plattenbildung nach der Wurzel hin an Umfang zunehmen.

Anatomischer Bau des Stammes und der einzelnen Stränge.

Ein Querschnitt durch den Stamm von G. macrophylla zeigt eine verhältnismässig dünne Epidermis, sowie eine, aus Collenchym und dünnwandigem Sklerenchym gebildete, Rinde, welche ein gleichartiges, parenchymatisches Grundgewebe einschliesst. Dieses letztere enthält Stärke, oxalsauren Kalk, sowie einen stark gerbstoffhaltigen Schleim. Bei lebenden Pflanzen ist der Gehalt an Gerbstoff so gross, dass alle Flächen, welche mit dem Messer in Berührung kommen, eine blauschwarze Färbung annehmen. In Chili werden die Rhizome der G. scabra wegen ihres Tanninreichtums zum Gerben benutzt. Sämtliche Schnitte wurden zuerst durch Alkohol von dem grössten Teil der Gerbsäure befreit und dann mittelst Salzsäure aufgehellt.

Im Grundgewebe eingebettet befinden sich die verschiedenen Blattspurstränge und Platten, deren Verlauf oben beschrieben wurde. Im Stamm und in den Blattstielen der G. macrophylla

sind sowohl kollateral, als auch konzentrisch gebaute Gefässbündel vorhanden. Kollaterale Gefässbündel des Blattstiels treten nur im Blattstiel-Hauptstrang (Fig. XV) und zwar stets an den Gefässring (g_1) angelagert auf (Fig. XV a). Figur XVI giebt das in Figur XV mit a bezeichnete Bündel stark vergrössert wieder. Es sind drei Gefässe (g) vorhanden, welche von einer Zellreihe Parenchym (hp) umgeben sind, darauf folgt der Siebteil (s), welcher peripherisch gestellt ist. Das ganze Gefässbündel wird von wenig Collenchym gegen das Grundgewebe abgeschlossen. Zu bemerken ist noch, dass der Siebteil des Gefässbündels (Fig. XV a) nach dem Centrum des Stranges zu gelagert ist. Die Anlage der Gefäss- und Siebröhrengruppen erfolgt gleichzeitig.

Ausser diesen kollateralen Strängen kommen bei G. macrophylla noch konzentrische und bikollaterale vor.

In Figur XVII ist das Bild eines konzentrischen Stranges der Fruchtspindel wiedergegeben. Der centrale Teil des Bündels wird von drei Gefässgruppen (g), welche von Parenchym umschlossen sind, eingenommen; im peripherischen Teil befinden sich drei Siebröhrengruppen (s). Nach aussen hin wird der Strang durch wenige collenchymatische Zellen abgeschlossen. Ein Cambiumring ist hier ebensowenig wie bei allen anderen Gefässbündeln von G. macrophylla vorhanden, daher ein Dickenwachstum ausgeschlossen.

Die feineren Blattstiel-Nebenstränge (Fig. II—V f) sind ebenfalls konzentrisch gebaut. In ihrem axilen Teil befinden sich jedoch keine Gefässe, sondern nur Collenchym (Fig. XVIII c). Die Gefässgruppen (g) sind ringförmig angeordnet und werden durch Parenchym (p), welches das innere Collenchym (c) mit dem peripherischen (pc) verbindet, von einander getrennt. Die Trennung der einzelnen Gefässgruppen ist oft keine scharfe, da das durchsetzende Parenchym in den meisten Fällen nur aus einer Zellreihe besteht. An dieses Parenchym legen sich die Siebröhrengruppen (s), im vorliegenden Fall 7, an; auch diese sind durch Parenchym von einander getrennt. Zum Schutz der Siebteile ist der Strang durch Collenchym und dünnwandiges Sklerenchym gegen das Grundgewebe abgegrenzt. Eine Endodermis ist nicht vorhanden; treten die feinen Blattstiel-Nebenstränge aber in den Stamm ein, so umgeben sie sich mit einer Stärkescheide.

Die stärkeren Blattstiel-Nebenstränge (Fig. II—V n) zeigen denselben Bau wie die feineren, besitzen jedoch schon im Blattstiel eine Stärkescheide und weisen, sowohl im centralen wie peripherischen Teil, einen stärkeren Belag von Collenchym und dünnwandigem Sklerenchym auf. Eine dritte Art konzentrischer Stränge, welche für G. macrophylla charakteristisch ist, bilden die Blattstiel-Hauptstränge (Fig. II—V h). Jeder Hauptstrang besteht aus drei konzentrischen Gefässringen (Fig. XV g_1, g_2 und g_3). Von diesen drei Ringen ist der äussere (g_1) noch geschlossen, während der mittlere (g_2) und innere (g_3) in Teilung begriffen sind. Die Gefässringe g_1 und g_2 weisen meist drei Reihen von Gefässen auf, während g_3 nur eine Reihe besitzt. Die zu g_1 und g_2 gehörigen Siebteile s_1 und s_2 sind nach aussen gelagert, dagegen nimmt s_3 die Mitte des innersten Gefässringes (g_3) ein. An der Innenseite des äusseren Gefässringes (g_1) befinden sich, wie oben bereits erwähnt wurde, ab und zu kollaterale Gefässbündel (Fig. XV a) angelehnt. Der gesamte Strang wird von Collenchym (c) dünnwandigem Sklerenchym (c) und einer Stärkescheide (st) eingeschlossen.

Was den feineren anatomischen Bau des Blattstiel-Hauptstranges anbetrifft, so ist zu bemerken, dass die Gefässringe (g_1 und g_2) aus einzelnen Gefässgruppen bestehen, die gewöhn-

lich durch eine Zellreihe Parenchym von einander getrennt sind. Die zu diesen Gefässringen gehörigen Siebteile (s_1 und s_2) sind ebenso gelagert, wie diejenigen der Blattstiel-Nebenstränge (vergl. Fig. XVIII s). Zwischen dem mittleren (g_2) und äusseren Gefässring (g_1) befindet sich weder Collenchym noch Sklerenchym, sondern nur Grundparenchym (Fig. XV p). Abweichend von den bisher beschriebenen konzentrischen Strängen ist der innerste (g_3) des Blattstiel-Hauptstranges (Fig. XV) gebaut. In Figur XIX ist derselbe (g_3) vollständig gezeichnet, während der Gefässring g_2 nur durch einige Gefässbündel angedeutet wurde. Der Strang g_3 ist nicht geschlossen, sondern mit Parenchym durchsetzt, welches das, in seinem centralen Teil befindliche, Collenchym (c) mit dem Grundgewebe (p) verbindet. Das Collenchym teilt den Siebteil in verschiedene Gruppen, im vorliegenden Fall in sechs. Zwischen den Gefässringen g_3 und g_2 befindet sich, ebenso wie zwischen g_2 und g_1, nur parenchymatisches Grundgewebe (p, Fig. XV und XIX). Ist es nun an und für sich schon merkwürdig, dass bei G. macrophylla kollaterale und konzentrische Gefässbündel vorkommen, so muss es noch um so mehr auffallen, wenn bei ein und demselben Organ dieser Pflanze verschiedene Bündel auftreten. Der Blattstiel-Hauptstrang besitzt erstens kollaterale Gefässbündel (Fig. XV a), zweitens konzentrische (Fig. XV g_1, g_2 und g_3). Diese letzteren zerfallen wieder in zwei Gruppen, von denen die eine durch g_1 und g_2, die andere von g_3 gebildet wird; bei der ersten umschliesst der Siebteil die Gefässe, bei der zweiten die Gefässe (g_3) den Siebteil (s_3).

Trotzdem G. scabra im Stamm eine viel grössere Anzahl von Strängen, als G. macrophylla aufweist, zeigen sie doch alle denselben anatomischen Bau, sind also anatomisch wie morphologisch gleichartig. Die Stränge der G. scabra gleichen in ihrem Bau der Strangform von G. macrophylla, welche in Figur XVII wiedergegeben ist. Der axile Teile des Bündels wird von Gefässen der peripherische von den Siebteilen eingenommen, der ganze Strang von einigen Zellreihen collenchymatischen Gewebes eingeschlossen.

In noch höherem Masse wie beim Blattstiel-Hauptstrang treten die Verschiedenheiten der einzelnen Stränge in den Platten von G. macrophylla hervor. Wie vorher nachgewiesen wurde, entstehen die Platten durch Aneinanderlegen und Verwachsung von Blattspursträngen, welche sich jedoch nicht gleichmässig verhalten, sobald sie in den Stamm eintreten. Die feineren Blattstiel-Nebenstränge (Fig. II—V f) umgeben sich mit einem stärkeren Collenchym und teilen sich nicht, die stärkeren (Fig. II—V n), sowie alle Hauptstränge (Fig. II—V h), rollen sich auf, teilen sich und verwachsen miteinander. Untersucht man eine Platte genauer, so findet man, dass dieselbe zum grössten Teil bikollateral gebaut ist (Fig. XXI). Die Peripherie nimmt das collenchymatische Gewebe und das dünnwandige Sklerenchym (c) ein, dann folgen die Siebteile (s), darauf parenchymartiges Grundgewebe (p) und schliesslich die Gefässe (g). Der Bau der Platte ist aber durchaus kein gleichmässiger. Während sie z. B. bei A (Fig. XXI) regelmässig bikollateral gebaut ist, zeigt sie bei C zwischen den Gefässen nochmals Siebteile (s) und Collenchym (c), bei D sogar einen vollständig erhaltenen konzentrischen Strang. An der Innenseite der Platte befinden sich einige konzentrische und kollaterale Stränge, welche im Begriff sind, mit der Platte zu verwachsen (Fig. XXI 1—5). Der kollaterale Strang 3 ist aus einem konzentrischen dadurch hervorgegangen, dass der letztere sich aufgerollt hat. Die Eigenschaft des Ein- und Aufrollens besitzen auch die Platten. In Figur II ist die Platte aufgerollt, in Figur III dieselbe eingerollt. Während in Figur II mehrere Stränge in der Nähe der Platte 4 stehen, befinden sich diese Stränge in Figur III im Centrum der Platte 4. Nimmt man nun an, dass die Platte, welche in Figur XXI wieder-

gegeben ist, sich einrollt, so werden die Stränge 1—5 von der Platte eingeschlossen und man erhält ein Bild, welches demjenigen der Platte 4 (Fig. III) entspricht.

Während bei allen Strängen der G. macrophylla Siebteile und Gefässe nur durch eine Zellreihe Parenchym getrennt sind, finden sich bei den bikollateral gebauten Strängen der Platten und des Ausläufers mehrere Zellreihen vor (Fig. XXII c), welche aus einer Zellreihe durch Teilung hervorgegangen sind. Wie oben erwähnt, besitzt die G. macrophylla keinen Cambiumring, daher auch kein Dickenwachstum. Die Teilung und Streckung des zwischen den Gefässen und Siebteilen liegenden Parenchyms kann immerhin als eine Andeutung eines cambialen Wachstums aufgefasst werden.

Im Ausläufer der G. macrophylla treten nur bikollaterale Stränge auf. Es ist ein Gefässring vorhanden, dessen einzelne Gefässgruppen sich ab und zu von einander trennen. Man erhält demnach ein Bild, als ob zwei konzentrische Gefässringe vorhanden sind, welche an einigen Stellen mit einander anastomosieren. Das Centrum des Ausläufers (Fig. XX) wird von Grundparenchym (p) eingenommen, daran schliesst sich das innere Collenchym (c_3), der innere Siebteil (s_2), die Gefässe (g), dann der äussere Siebteil (s_1) und das äussere Collenchym (c_1). Treten einzelne Gefässgruppen auseinander, so wird der zwischeu ihnen liegende Raum durch Collenchym (Fig. XX c_2) ausgefüllt. Auch bei den bikollateralen Strängen des Ausläufers hat ein sekundäres Wachstum des zwischen den Gefässen und den Siebteilen gelegenen Parenchyms stattgefunden.

Die Seitenachsen, wie die Hauptachse der Fruchtspindel besitzen nur konzentrische Bündel. Die einfachsten Bündel der Seitenachsen zeigten in ihrem centralen Teil drei Gefässgruppen und in ihrem peripherischen drei Siebgruppen (vergl. Fig. XVII g und s). Treten diese Bündel in die Hauptachse ein, so entsteht in der Mitte, wie in der Peripherie des Stranges Collenchym. Der Bau der Bündel entspricht dann dem der feineren Blattstiel-Nebenstränge (Fig. XVIII), jedoch mit der Ausnahme, dass das Centrum des Stranges nicht vollständig, sondern nur teilweise von Collenchym erfüllt ist (Fig. XXIII). Ein Querschnitt durch die Fruchtspindel-Hauptachse zeigt, dass alle Stränge peripherisch gestellt sind und zwar die stärkeren nach aussen (Fig. XXVI). Eine Plattenbildung tritt nicht auf, wohl aber eine Verwachsung einzelner Stränge; letztere geht folgendermassen vor sich. Das Collenchym verlässt den centralen Teil des Bündels, sprengt den Gefässring und verwächst mit dem Collenchym des zweiten Bündels, welches auf dieselbe Art und Weise seinen Gefässring gesprengt hatte. Darauf verschmelzen die beiden Gefässringe mit einander, und es entsteht wieder ein konzentrisches Bündel, in dessen centralem Teil sich jetzt zwei Collenchymgruppen befinden (Fig. XXIV c_2). Tritt an das letztere Bündel noch ein neues heran, so geht die Verwachsung auf die gleiche Weise vor sich, und es resultiert ein konzentrisches Bündel, welches drei Collenchymgruppen besitzt (Fig. XXV c_2). Je mehr Bündel mit einander verwachsen, desto mehr geht die Gestalt des neuen Bündels von einem Kreis zu einer Ellipse über und um so grösser werden auch die Collenchymgruppen (vergl. c_2 Fig. XXIII—XXV).

Wie bereits nachgewiesen wurde, rollen sich alle Stränge, mit Ausnahme der feineren Blattstiel-Nebenstränge, sobald sie in den Stamm eintreten, auf. Denkt man sich nun einen konzentrischen Strang gesprengt und aufgerollt, so erhält man eine Platte von kollateralen Strängen (Fig. XXI 3); legen sich zwei solcher Platten so aneinander, dass ihre Gefässe mit einander verwachsen, so resultiert ein bikollateraler Strang (Fig. XXI A). Die Bildung von

bikollateralen Strängen kann man sich auch dadurch erklären, dass zwei Stränge, von der Form der in Figur XXV wiedergegebenen, sich seitlich aneinanderlegen, die Siebteile auseinanderweichen und die Gefässgruppen mit einander verwachsen. Wiederholt sich dieser Prozess öfter, so erhält man schliesslich einen Kranz von bikollateralen Strängen, wie solche für den Ausläufer von G. macrophylla charakteristisch sind (Fig. XX). Nimmt man an, dass, während der Verwachsung zweier aufgerollter, konzentrischer Bündel, mehrere geschlossene konzentrische Stränge dazwischen treten, so bilden sich bikollaterale Stränge, welche konzentrische Bündel eingeschlossen haben. Somit fände die eigentümliche Plattenbildung bei G. macrophylla eine Erklärung.

Ihrem anatomischen Bau nach gehören die Gunnera-Arten zu den anomalen Dikotyledonen, welche nach de Bary[1]) in solche mit markständigen und solche mit rindenständigen Bündeln eingeteilt werden. Die ersteren zerfallen wieder in zwei Unterabteilungen, von welchen die einen nur Blattspurstränge, die anderen ausserdem noch stammeigene Stränge aufweisen. Diejenigen, welche nur Blattspurstränge besitzen, werden unterschieden 1) in solche, deren Spurstränge beim Eintritt in den Stamm zu einem typischen Ringe geordnet sind, 2) in solche, deren Spurstränge beim Eintritt in den Stamm in ein nach allen Seiten verästeltes Bündelnetz übergehen. Zu der ersten Unterabteilung sind die Cucurbitaceen, Amarantaceen, Piperaceen, einige krautige Berberideen, sowie wenige Phytolacca-, Papaver- und Thalictrum-Arten zu rechnen. Zur zweiten Abteilung gehören die Gunneraceen, Nymphaeaceen und einige Primula-Arten, besonders Primula Auricula. Während bei den Nymphaeaceen und Primulaceen ein axiler Strang vorhanden ist, fehlt ein solcher bei den Gunneraceen. Bei den Primulaceen verlaufen die Blattspurstränge im Stengel eine Strecke nebeneinander und verwachsen dann zu einem Ring, der aus 15—20 Bündeln gebildet wird. Bei den Nymphaeaceen durchziehen die Stränge den Stamm regellos wie bei G. scabra; auf dem Querschnitt tritt zwischen Rinde und Mark ein Kreis von getrennten Strängen auf, der in drei, seltener in vier Partien, ähnlich der Plattenbildung bei G. macrophylla, geschieden ist. Die Araliaceen, in deren Nähe die Gunneraceen jetzt im System gestellt werden, haben innerhalb des typischen Dikotyledonen-Ringes einen zweiten, der aus kleinen entfernt stehenden Bündeln gebildet wird. Nach Sanio kommen bei Aralia racemosa noch einzelne Bündel im Mark vor, welche nicht in Blätter ausbiegen und später als ein Ringbündel ausgebildet werden. Die äusseren markständigen Bündel sind hinsichtlich der Verteilung von Gefässen und Siebröhren umgekehrt wie die des Ringes. Letztere Thatsache würde also der Anordnung von Gefässen und Siebteilen im Blattstiel-Hauptstrang von G. macrophylla entsprechen.

Eine biologische (anatomisch-physiologische) Deutung der eigentümlichen Anatomie von G. macrophylla lässt sich nicht geben. Der Stamm findet seinen Halt durch die Bildung der festen Holzplatten, welche durch Zusammentreten der Stränge, nicht wie sonst durch sekundäres Dickenwachstum, entstehen. Dies mag auch die geringe Ausbildung des Sklerenchyms erklären, während die Lage des Collenchyms im Innern der Platten und Stränge eine höchst sonderbare ist.

Was die Einreihung der Gunneraceen in das System betrifft, so sind dieselben zu den Urticineen[2]), Onagraceen[3]), Halorhagidaceen[4]) und Araliaceen[5]) gestellt worden. Gegen die

[1]) de Bary, Vergleichende Anatomie, Leipzig 1877, pag. 259 ff.

[2]) Endlicher, Genera plantarum, pag. 285 und Leunis-Frank, Synopsis, pag. 539.

[3]) Baillon, Histoire des Plantes, tome VI, pag. 458—89.

[4]) Eichler, Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medicin.-pharmaceut. Botanik, Berlin 1880.

[5]) Miquel, „Flora von Nederlandsch Indie“ und Lindley, The vegetable kingdom, pag. 781.

Einreihung in die Urticineen spricht der unterständige Fruchtknoten und das gerade, hängende epitrope Eichen. Mit den Halorhagidaceen haben die Gunneraceen den Abortus in der Blütenregion, speziell mit Hippuris den einfächerigen Fruchtknoten und das hängende Eichen gemeinsam. Die grösste Verwandtschaft haben die Gunneraceen mit den Corneen. Ebenso wie die letzteren sind sie nach der Vierzahl resp. Zweizahl gebaut, der Fruchtknoten ist unterständig, die Frucht eine Drupa; wegen des Abortus in der Blüte sind sie auch zu den Araliaceen gestellt worden. Kellermann[1]), der die Entwicklungsgeschichte der Blüte von Gunnera chilensis Lam. verfolgt hat, sagt:

> „Die Gattung Gunnera verrät der Entwicklungsgeschichte nach genetische Ver-
> „wandtschaft mit den Umbelliferen und Araliaceen, ist bezüglich des Pollens den
> „Onagraceae ähnlich, aber sie kann unter der plausiblen Hypothese von der Unter-
> „drückung gewisser Blütenteile mit wenig Schwierigkeiten bei den Halorgaceae —
> „zwischen den echten Halorgaceae einerseits und Hippuris andererseits — unter-
> „gebracht werden."

Die Anatomie, wie der Blütenbau, speziell der grosse anatomische Unterschied zwischen zwei Spezies (G. scabra und macrophylla) deuten darauf hin, dass die Gattung Gunnera eine sehr alte ist, deren Verwandte ausgestorben und deren Anreihung an andere lebende Formen deshalb nach unseren heutigen Kenntnissen kaum durchzuführen ist.

Die Colleteren, die Stammdrüsen und die Symbiose mit Nostoc.

Reinke[2]) wies für Gunnera scabra drei verschiedene Arten von Sekretionsorganen nach:

1) die Blattzipfel (Lacinien),
2) die Colleteren und
3) die Stammdrüsen.

G. macrophylla besitzt gleichfalls diese Arten, jedoch sind dieselben mehr oder weniger von denjenigen der G. scabra verschieden. Legt man einen Flächenschnitt durch die Oberseite einer Lacinie von G. macrophylla, so bemerkt man, dass dieselbe von vielen Spaltöffnungen bedeckt ist, welche durch die grossen, in ihren Schliesszellen enthaltenen, Stärkekörner besonders auffallen. Ein axiler Längsschnitt durch die Lacinie zeigt an der Oberfläche die Spaltöffnungen, darunter kleinzelliges Parenchym, sowie die Gefässstränge. Unterhalb der letzteren befindet sich nur weitmaschiges Parenchym, welches Stärke und oxalsauren Kalk enthält. Die Unterseite der Lacinie besitzt nur wenige Spaltöffnungen. Reinke[3]) führt an, dass das feinzellige Parenchym mit hyalinem Schleim erfüllt sei, welcher in die Intercellularräume gelange und durch die Spaltöffnungen secerniert würde.

Da lebende Blätter der G. macrophylla nicht zu Gebote standen, der Bau der Lacinien aber der gleiche wie bei G. scabra war, so wurden mit lebenden Blättern der letzteren Kon-

---

[1]) W. A. Kellermann, Die Entwicklungsgeschichte der Blüte von Gunnera chilensis Lam. Inaugural-Dissertation, Zürich 1881.

[2]) Reinke, Morphologische Abhandlungen.

[3]) Reinke, Morphologische Abhandlunpen, pag. 77 ff.

trollversuche gemacht. Zu diesem Zweck wurde ein junges Blatt von G. scabra in den oberen Teil einer Uförmig gebogenen Glasröhre luftdicht eingesetzt, der Schenkel mit Wasser gefüllt, und das letztere unter Quecksilberdruck gestellt.

Während des Versuches wurden die Lacinien, welche vorher von dem anhaftenden Schleim befreit worden waren, einer genaueren Beobachtung unterworfen. Es ergab sich, dass eine Schleimabsonderung an den Lacinien stattfand; die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass sich in den Intercellularräumen des feinzelligen Parenchyms, sowie ab und zu in den Spaltöffnungen, hyaliner Schleim befand. Die Spaltöffnungen der Lacinien von Gunnera sind mithin nicht als Atmungsorgane, sondern als Wasser- resp. Schleimspalten zu bezeichnen. Sobald das Blatt sich entfaltet hat, hört die Schleimabsonderung auf; die anfangs rötlichen Lacinien nehmen eine schwarze Farbe an und trocknen ein.

Die an dem Blattstiel und den Blattrippen von G. scabra vorkommenden stachelartigen Emergenzen fehlen bei G. macrophylla, dagegen zeigt der Blattstiel der letzteren an seiner scheidenartig verbreiterten Basis, zu beiden Seiten des Blattstiel-Hauptstranges, wie bereits oben erwähnt wurde, wulstige Erhebungen. Diese Erhebungen erweisen sich bei genauerer Untersuchung als Gruppen von zahlreichen Spaltöffnungen, deren Schliesszellen hoch über die Epidermis emporgewölbt sind.

Die zweite Art der Sekretionsorgane bilden die Colleteren, welche sich sowohl am Blattrande, als auch auf der Ober- und Unterseite des Blattes befinden. Auf der Blattunterseite treten sie in grösserer Anzahl an den Blattrippen auf. Bei G. macrophylla sind die Colleteren kugelig gebaut und ihre Zellen fächerförmig gestellt (Fig. XXVII). Im Jugendzustand sind die Zellen von dichtem Inhalt erfüllt, welcher sich während des Wachstums der Drüsen immer mehr aufhellt. Tritt die Colletere in Funktion, so quillt ihre Membran stark auf, die Cuticula (c Fig. XXVII und XXVIII) wird emporgehoben, zerreisst schliesslich und der Schleim gelangt ins Freie. Was die Entstehung dieser Colleteren betrifft, so ist zu bemerken, dass an der ersten Anlage gewöhnlich drei Epidermiszellen teilnehmen, welche stark nach aussen wachsen; später treten einige der dicht unter der Epidermis gelegenen, parenchymatischen Zellen hinzu und bilden den Fuss der Colleteren (Fig. XXVII f). Diese kugeligen Colleteren kommen bei G. scabra auch vor, befinden sich jedoch dort nie an den Blattrippen, sondern meist an den Blatträndern und auf der Blattoberfläche. An den Blattrippen der G. scabra stehen ebenfalls Colleteren, diese sind aber viel grösser als die kugeligen und unterscheiden sich von den letzteren dadurch, dass ihre fächerförmig gestellten Zellen nach aussen in je einen Zipfel endigen (Fig. XXIX). Die Anlage dieser spitzen Colleteren erfolgt genau so wie die der kugeligen. Die Colleteren stellen, ebenso wie die Lacinien, ihre Thätigkeit ein, sobald das Blatt entfaltet ist; an älteren Blättern sind keine Colleteren vorhanden. Der Schleim der Lacinien, sowie der der Colleteren, reagiert stark auf Gerbsäure, ist hell und zähflüssig.

Die Blätter der G. scabra besitzen, ausser den bei G. macrophylla ebenfalls vorkommenden rötlichen einzelligen Trichomen, noch grosse vielzellige Drüsenzotten (Fig. XXX). Dieselben entstehen aus Epidermiszellen und scheinen auch Schleim abzusondern, denn während sie bei jüngeren Blättern straff und mit hellem Inhalt versehen sind, zeigen sie bei älteren, ausgewachsenen Blättern eine bräunliche Färbung und sind eingeschrumpft.

Die eigentümlichste Art der schleimabsondernden Organe bilden die Stammdrüsen, welche gleichzeitig mit den Blättern aus dem Meristem des Vegetationspunktes entstehen. Ihre Anlage und Anordnung, bezüglich ihrer Stellung zu den Blättern, ist dieselbe wie bei G. scabra. Die Stammdrüsen entstehen endogen in dem Zwischenraum von je zwei Blättern, und zwar tritt zuerst je eine Drüse auf, zu welcher später eine zweite und dritte kommt. Jede Drüse weist mehrere Zipfel auf, welche durch Schleimkanäle von einander getrennt sind. Die fertig ausgebildeten Stammdrüsen sind nur von der Epidermis bedeckt. Beginnt die Drüse ihre Thätigkeit, so quellen die obersten Zellen der Drüsenzipfel auf, lösen sich ab und verschleimen. Durch den Druck der Schleimmassen wird die Epidermis stark emporgetrieben und schliesslich gesprengt (Fig. XXXI e). Sobald dies geschehen, schreitet die Verschleimung und Lostrennung der übrigen Drüsenzellen schnell fort. Der Schleim ist zähe, durchsichtig, reagiert stark auf Gerbsäure und ist von vielen Nostocfäden durchzogen. So lange eine Drüse noch von der Epidermis bedeckt wird, ist, weder in den Schleimkanälen noch in dem Schleim, keine Nostoczelle zu finden. Wird die Epidermis durchbrochen, so sind auch sofort im Schleim Nostocfäden vorhanden. Am besten kann man diese Beobachtung an den jungen, in der Nähe des Vegetationspunktes befindlichen, Drüsen machen. Legt man einen Querschnitt durch eine junge Stammknospe, so bemerkt man im Stamm zwischen den einzelnen Blättern grüne, unregelmässige Flecke, welche an Grösse zunehmen, je weiter sie vom Vegetationspunkt entfernt sind. Diese grünen Flecke werden von Nostocfäden gebildet, welche sich später zu grossen Kolonien vereinigen.

Reinke stellte das Vorkommen einer Nostocart in den Stämmen von Gunnera scabra, manicata und Perpensum fest; Treub[1]) fand zuerst den Nostoc in Gunnera macrophylla Blum. Der in der Gunnera vorkommende Nostoc hat die grösste Ähnlichkeit mit dem von Janczewski[2]) im Laube von Blasia und Anthoceros gefundenen Nostoc lichenoides. Da jedoch Reinke[3]) den in der Gunnera lebenden Nostoc nicht vollständig mit einer der bisher bekannten Nostocarten übereinstimmend fand, so stellte er ihn als besondere Art auf und nannte ihn Nostoc Gunnerae.

Was das Eindringen des Nostoc Gunnerae in den Stamm von Gunnera macrophylla betrifft, so wurde folgende Beobachtung gemacht. Die Nostocfäden gelangen durch die Schleimkanäle (Fig. XXXI s) in die Drüse selbst und ergreifen zuerst von dem, durch Verschleimung einzelner Drüsenzellen gebildeten, freien Raum Besitz (Fig. XXXII no und Fig. XXXIII no). Von dort aus schieben sich einzelne Nostocfäden in die Intercellularräume des, die Drüsen umgebenden stärkehaltigen Parenchyms vor. Tingiert man einen, durch die secernierende Stammdrüse und das diese umgebende Parenchym gelegten, Längsschnitt mit Chlorzinkjod, so färben sich die Nostocfäden braun, die Zellwände des Rindenparenchyms violett und die in letzterem enthaltene Stärke tief blau. Zuerst fällt es dem Beobachter auf, dass überall da wo Nostocfäden in das Parenchym eingedrungen sind, Stärkekörner nicht mehr vorkommen. Ferner ist man mit Hilfe der Tingierung im Stande festzustellen, ob eine Zellwand vorhanden ist oder nicht, zumal die braunen Nostocfäden sich scharf von den violetten Zellwänden abheben.

[1]) M. Treub, Nostoccolonien in Gunnera macrophylla Blum. (Nederlandsch kruidkundig Archief 2. Ser. 3 Deel. 4. Stuck.

[2]) Janczewski, Zur parasitischen Lebensweise des Nostoc lichenoides (Botan. Zeitung 1872 pag. 73).

[3]) Reinke, Morphologische Abhandlungen.

Gelangt ein Nostocfaden in den Intercellularraum des stärkehaltigen Parenchyms, so legt er sich der Zellwand dicht an. Sobald dies geschehen, ist mit Hilfe von Chlorzinkjod die Zellwand nicht mehr nachzuweisen. Während z. B. die Zellwände 1, 2 und 3 der Zelle a (Fig. XXXIV) deutlich auf Chlorzinkjod reagierten, thaten dies die Zellwände 4 und 5, welche mit Nostoc in Berührung gekommen waren, nicht mehr. Es muss also in Folge der Einwirkung des Nostoc eine Auflösung oder Verschleimung der Zellwände 4 und 5 stattgefunden haben, denn der Nostoc dringt nun in das Innere der Zelle, löst die darin enthaltene Stärke auf und füllt alsbald die ganze Zelle aus. Darauf schieben sich wieder einzelne Nostocfäden in die Intercellularräume der benachbarten Zellen vor und zerstören aufs neue die nächsten Zellwände (Fig. XXXIV b). Durch diesen Vorgang bilden sich grosse Nostoc-Kolonien, wie solche in Figur XXXIV no wiedergegeben sind. Bei G. macrophylla dringen die Nostocfäden durch die ganze Rinde bis zu den peripherisch gestellten Platten vor; im Innern des Stammes waren jedoch nie Nostoc-Kolonien vorhanden.

Über das Eindringen des Nostoc in den Stamm von G. scabra berichtet Reinke[1]) folgendes:

> „Die Zellen nun, welche das Gewebe am Grunde der Schleimkanäle bilden, sind „vor den meisten Parenchymzellen im Stamm von G. scabra, an denen man in der „Regel keine Tüpfelbildung wahrnimmt, dadurch ausgezeichnet, dass sie teilweise „mit ansehnlichen Tüpfeln versehen sind. Diese Tüpfel sind von verschiedener „Grösse und Umriss, oft dicht nebeneinander liegend, aber stets so viel ich be„trachte, ursprünglich wenigstens, durch eine zarte Membran geschlossen. Diese „Tüpfel sind der einzig erfindliche Weg für die Algen um in das Innere der Zellen „zu gelangen. Den Prozess des Eindringens selbst durch die Zellwand hindurch „ist mir nicht gelungen zu beobachten; entweder sah ich bereits einzelne Nostoc„fäden zusammengekrümmt im Innern der Zellen liegen oder letztere waren noch „leer. . . . Die Algen zeigten im Innern der Zellen eine weit üppigere Wuche„rung, als in den Intercellularräumen, den Schleimkanälen oder gar zwischen den „feinen Zipfeln der Drüse. Ob nun an den Tüpfeln, durch welche die Algen ein„dringen, die zarte Membran zerrissen war, oder ob sie erst von der Alge durch„brochen beziehungsweise aufgelöst wird, lasse ich dahingestellt, doch spricht die „Beobachtung eher für Letzteres."

Das Eindringen des Nostoc in die Stammrinde von G. scabra wurde an lebenden Exemplaren, welche im hiesigen botanischen Garten gezogen waren, verfolgt. Während bei G. macrophylla innerhalb des Rindencollenchyms keine getüpfelten Zellen vorhanden sind, wurden solche bei G. scabra, wie Reinke bereits beobachtet, vorgefunden. Unterhalb dieser Tüpfelzellen befindet sich auch bei G. scabra stärkehaltiges Grundgewebe, in welchem die einzelnen konzentrischen Bündel verlaufen. Es konnte nun auch für G. scabra festgestellt werden, dass die Nostocfäden nicht allein in die Tüpfelzellen, sondern auch in die stärkehaltigen Parenchymzellen eindringen, und dass auch bei den letzteren ein Fehlen der Stärke mit dem Auftreten von Nostoc Hand in Hand geht. Es steht auch hier ausser Frage, dass der Nostoc die Zellwand auflöst. Das von Reinke konstatierte üppigere Wachstum des Nostoc Gunnerae in den Rindenzellen ist auf den Verbrauch der Stärke zurückzuführen.

[1]) Morphologische Abhandlungen pag. 94.

Haben die Stammdrüsen ihre Thätigkeit eingestellt, so schliessen sich die Schleimkanäle, und die Nostoc-Kolonien sind nun von allen Seiten durch Grundparenchym eingeschlossen.

Die Frage, ob es sich beim Nostoc Gunnerae Reinke in den Stämmen der Gunnera-Arten, ähnlich wie beim Nostoc lichenoides[1]) im Laube von Blasia und Anthoceros, von Anabaena[2]) in Azolla oder von Chlorochytrium Lemnae[3]) in Lemna trisulca um wirklichen Raumparasitismus[4]) handelt, muss mit nein beantwortet werden. Die Auflösung der Zellwände und der Stärke deutet darauf hin, dass der Nostoc Gunnerae die Gunnerapflanzen nicht nur als besonders geeignete Wohnstätte benutzt, sondern auch auf Kosten der Pflanze lebt; ausserdem ist der Nostoc Gunnerae oft so weit von der Stammoberfläche entfernt, dass seine Assimilationsfähigkeit, wenn auch nicht völlig aufgehoben, so doch mindestens eine sehr beschränkte ist. Dem Nostoc Gunnerae ähnlich verhält sich eine Siphonee Phyllosiphon Arisari Kühn[5]), welche in das Blatt von Arisarum vulgare (einer Aroidee) eindringt, die Zellwände und die Stärke auflöst und das Chlorophyll zerstört, ferner die Mycoidea parasitica Cunningham[6]), welche in den Blättern von Camellia auffallende Verwüstungen anrichtet. Wenn nun auch der Nostoc Gunnerae Reinke keine direkten Zerstörungen, wie die beiden oben genannten parasitischen Algen, verursacht, so lebt er doch mindestens zum Teil auf Kosten der Gunnerapflanzen. Somit würde der Nostoc Gunnerae die Grenze zwischen Raumparasitismus und echten Parasitismus bilden.

---

[1]) Janczewski, Zur parasitischen Lebensweise des Nostoc lichenoides (Botan. Zeitung 1872, pag. 73).

[2]) Strassburger, Über Azolla. Jena 1873.

[3]) Cohn, Über parasitische Algen (Beiträge zur Biologie der Pflanzen Bd. I, Heft II, pag. 87).

[4]) Klebs, Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen (Botan. Zeitung 1881, pag. 249 ff.).

[5]) Über eine neue parasitische Alge Phyllosiphon Arisari von Jul. Kühn (Sitzungsbericht der naturforsch. Gesellschaft, Halle 1878).

[6]) Cunningham, On Mycoidea parasitica, a new Genus of Parasitic Algae (Transactions of the Linnean Soc. of London, II. Ser. vol. I, 1880).

Vergleichende Übersicht der hauptsächlichsten Unterscheidungs-Merkmale zwischen Gunnera macrophylla Blum und Gunnera scabra R. P.

1. Stamm.

G. macrophylla: Cylindrisch, lang gestreckt, Internodien angedeutet, ab und zu mit Kork bedeckt. Durchmesser 3—4 cm, Plattenbildung vorhanden.

G. scabra: Knollenförmig verdickt, fleischig. Durchmesser 6—7 cm. Internodien, Kork und Plattenbildung fehlen.

2. Blattstiel.

G. macrophylla: Stumpf dreikantig, am Stamm herablaufend, an der Basis scheidenartig verbreitert, mit roten Borstenhaaren und wulstigen Erhebungen (Spaltöffnungen) bedeckt. Hakenartige Emergenzen fehlen. Auf dem Querschnitt stets ein centraler Hauptcylinder und seitlich von diesem je zwei stärkere und feinere Nebenstränge sichtbar. Spurstränge kollateral oder konzentrisch.

G. scabra: Rund, mit hakenartigen Emergenzen bedeckt. Wulstige Erhebungen (Spaltöffnungen) fehlen. Basis nicht scheidenartig verbreitert, Stiel nicht am Stamme herablaufend. Auf dem Querschnitte keine Differenzierung zwischen Haupt- und Nebensträngen. Alle Stränge konzentrisch, auf dem Querschnitt unregelmässig verteilt.

3. Ausläufer.

G. macrophylla: vorhanden, circa 1 cm stark.

G. scabra: fehlt.

4. Stipulae.

G. macrophylla: fehlen.

G. scabra: vorhanden.

Erklärung der Tafeln.

Figur I. *Pollenkorn von Gunnera macrophylla.*

e = Exine, i = Intine.

Figur II—IV. *Stammquerschnitt* (natürliche Grösse) *von G. m.*

1—4 Stammplatten, no = Nostoc-Kolonien, b = Blattstiel, h = Blattstiel-Hauptstrang, s = sekundärer Strang des Blattstiel-Hauptstranges h, e = äussere, i = innere Stränge des Blattstiel-Hauptstranges h, n = stärkere, f = schwächere Nebenstränge des Blattstiels b, N = stärkere F = schwächere Nebenstränge des Blattstiels B, E = äussere, I = innere Stränge des Hauptstranges des Blattstiels B.

Figur V. *Freipräpariertes Stammskelett von G. m.* (natürliche Grösse).

A = Stammplatte, 1—6 Blattstiele, e = äussere, m = mittlere, i = innere Stränge des Blattstiel-Hauptstranges h, s = sekundärer Strang des Hauptstranges, f = feinere, n = stärkere Blattstiel-Nebenstränge, l = Blattlücke, ax = Achselspross.

Figur VI—X. *Blattstielquerschnitt von G. m.* (natürliche Grösse).

h = Hauptstrang, s = sekundärer Strang, n = stärkere f = feinere Nebenstränge, i = innere, e = äussere Stränge des Hauptstranges h.

Figur XI—XIV. *Querschnitt durch Stamm, Blattstiel und Achselspross von G. m.* (natürliche Grösse).

b = Blattstiel, ax = Achselspross, ax_1 und ax_2 geteilter Achselspross, pl = Stammplatte. pl_1 und pl_2 = geteilte Stammplatte.

Figur XV. *Schematischer Querschnitt des Blattstiel-Hauptstranges von G. m.*

st = Stärkescheide, c = Collenchym, p = Grundparenchym, s_1 = äussere, s_2 = mittlere, s_3 = innere Siebteile, g_1 = äusserer, g_2 = mittlerer, g_3 = innerer Gefässring, a = kollaterales Gefässbündel.

Figur XVI. *Kollaterales Gefässbündel* (vergl. Fig. XVa).

hp = Holzparenchym, g = Gefässe, s = Siebteil.

Figur XVII. *Konzentrischer Strang der Fruchtspindel von G. m.*

p = Parenchym, g = Gefässe, s = Siebteile.

Figur XVIII. *Blattstiel-Nebenstrang von G. m.*

pc = peripherisches Collenchym, c = Collenchym, p = Parenchym, hp = Holzparenchym, g = Gefässe, s = Siebteile.

Figur XIX. *Blattstiel-Hauptstrang von G. m.* (vergl. Fig. XV).

p = Parenchym, c = Collenchym, g_2 = mittlerer, g_3 = innerer Gefässring, s_2 = mittlere, s_3 innere Siebteile.

Figur XX. *Schematischer Querschnitt des Ausläufers von G. m.*

c_1 = äusseres, c_2 = mittleres, c_3 = inneres Collenchym, s_1 = äussere, s_2 = innere Siebteile, g Gefässe, p = Grundparenchym.

Figur XXI. *Schematischer Querschnitt einer Stammplatte von G. m.*

st = Stärkescheide, 1 bis 6 konzentrische resp. kollaterale Stränge, c = Collenchym, s = Siebteile, g = Gefässe, p = Grundparenchym. A, C und D bezeichnen einzelne charakteristische Teile der Stammplatte (siehe Text).

Figur XXII. *Querschnitt durch den peripherischen Teil einer Stammplatte von G. m.*

s = Siebteile, c = dureh Teilung entstandenes Parenchym, g = Gefässe.

Figur XXIII—XXV. *Schematischer Querschnitt durch konzentrische Stränge der Fruchtspindel von G. m.*

c_1 = äussere, c_2 = innere Collenchymgruppen, s = Siebteile, g = Gefässe.

Figur XXVI. *Querschnitt durch die Fruchtspindel-Hauptachse von G. m.* (natürliche Grösse).

Figur XXVII und XXVIII. *Colleteren von G. m.* (medianer Längsschnitt).

c = Cuticula, f = Fuss.

Figur XXIX. *Colletere von Gunnera scabra* (medianer Längsschnitt).

Figur XXX. *Drüsenzotte von G. scabra.*

Figur XXXI—XXXII. *Längsschnitt durch eine Stammdrüse von G. m.*

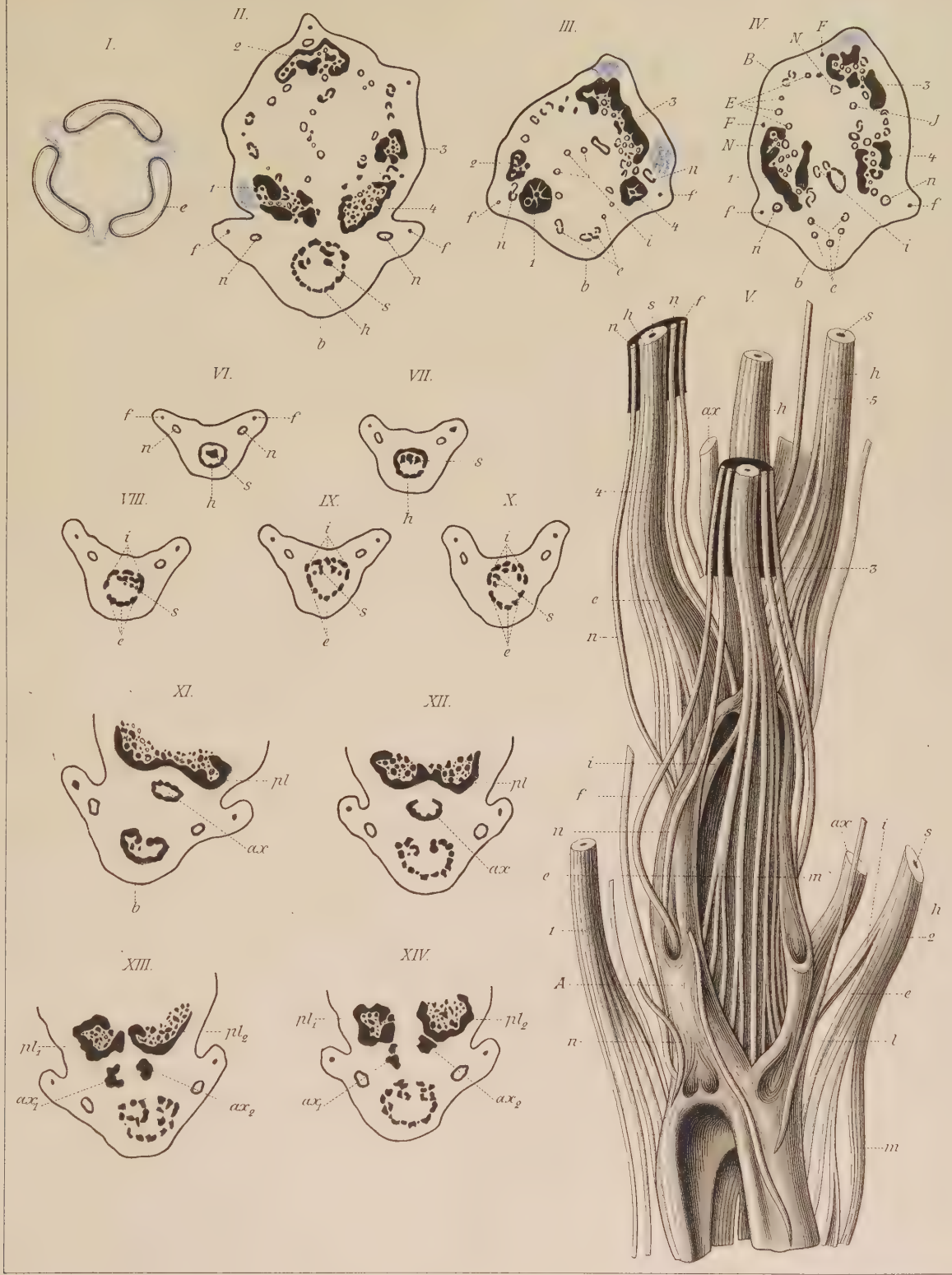
e = Epidermis, s = Schleimkanäle, no = Nostoc-Kolonien.

Figur XXXIII. *Querschnitt durch eine Stammdrüse von G. m.*

s = Schleimkanäle, no = Nostoc-Kolonien.

Figur XXXIV. *Längsschnitt durch das Parenchym unterhalb einer mit Nostoc infizierten Stammdrüse von G. m.*

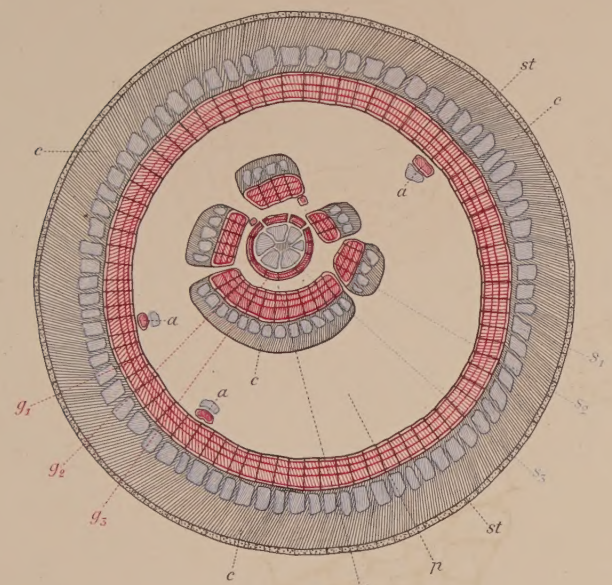
no = Nostoc-Kolonien, a = parenchymatische Zelle, 1—5 deren Wände, b = parenchymatische Zelle, an deren eine Wand sich ein Nostocfaden angelegt hat.



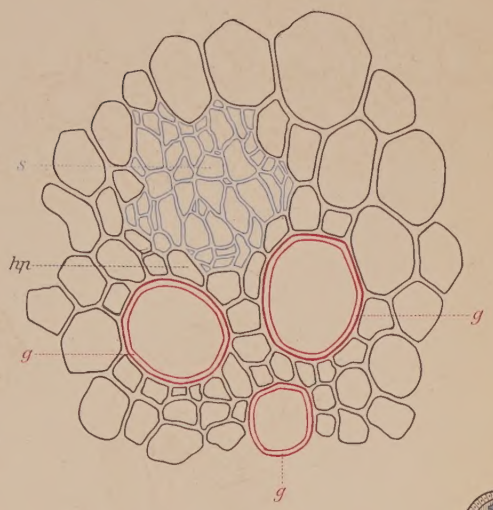
n. d. Natur gez. von P. Merker

Lith. Anst. v. Wenn & Wirth Frankfurt a/M.

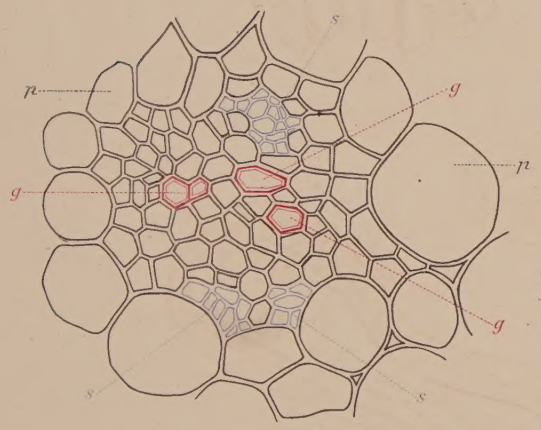
XV.



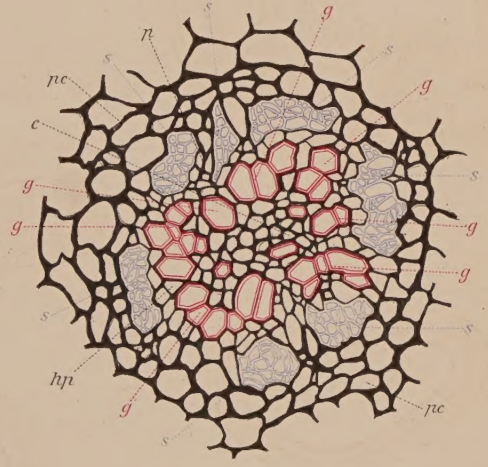
XVI.



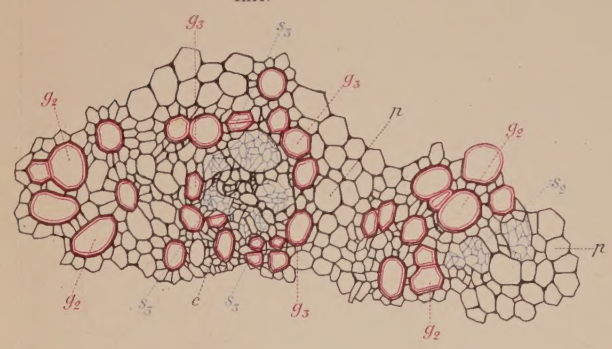
XVII.



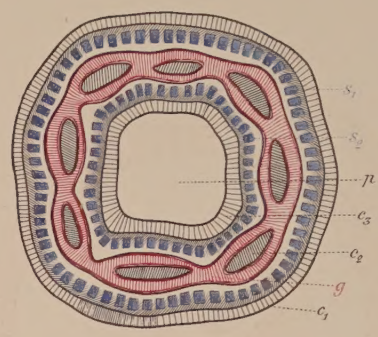
XVIII.



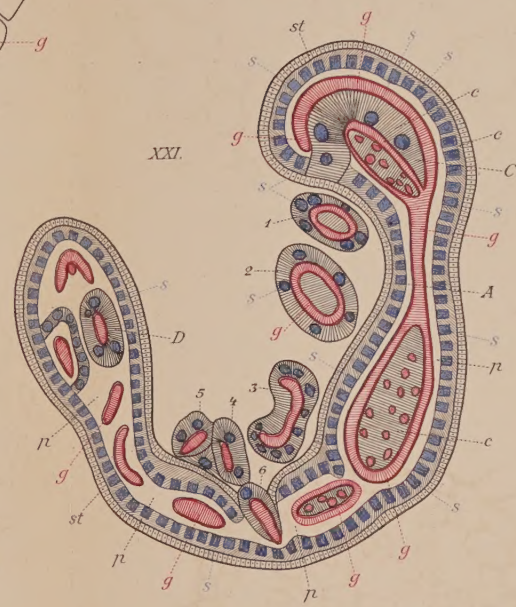
XIX.



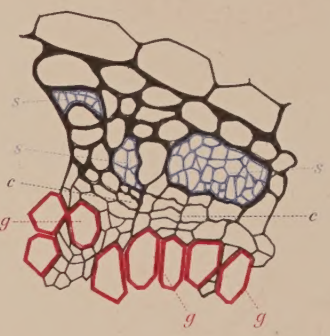
XX.



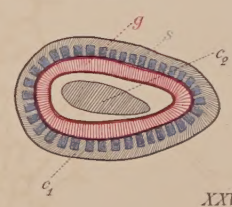
XXI.



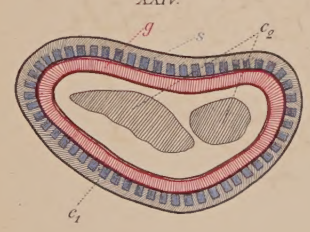
XXII.



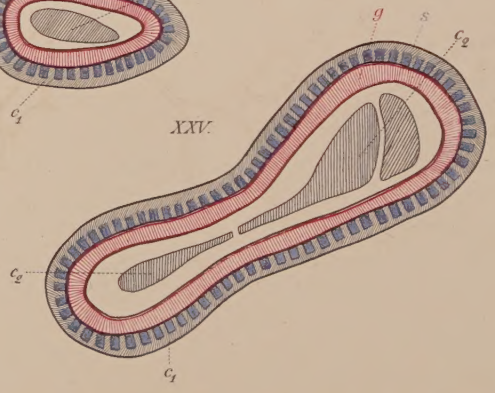
XXIII.



XXIV.



XXV.

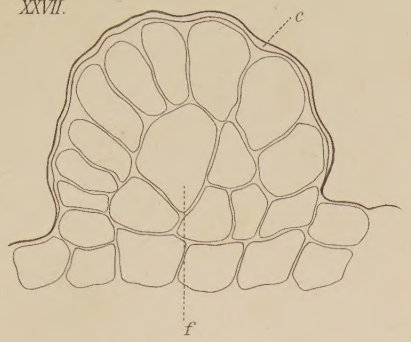


XXVI.

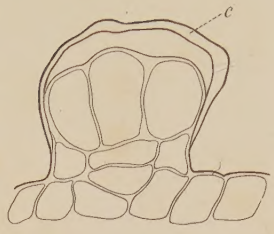
n. d. Natur gez. von P. Merker.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

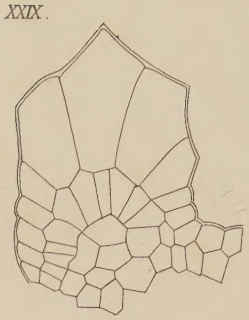
XXVII.



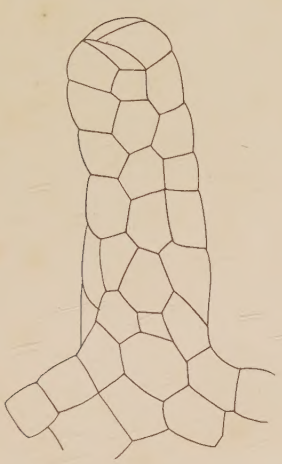
XXVIII.



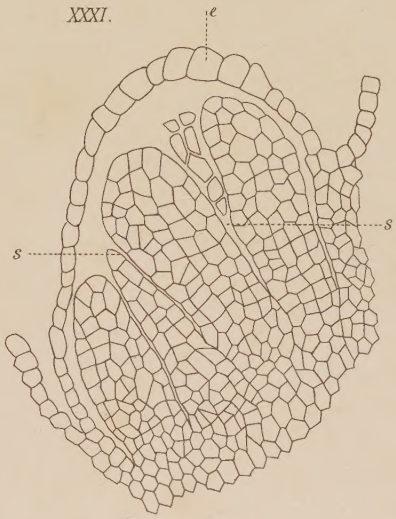
XXIX.



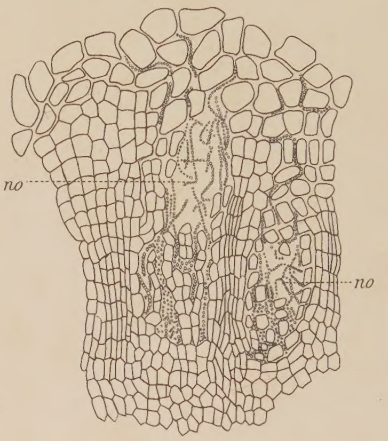
XXX.



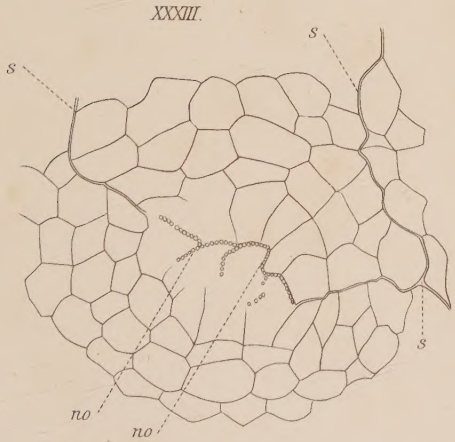
XXXI.



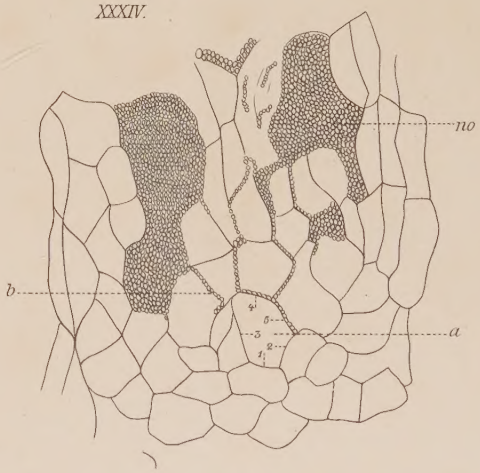
XXXII.



XXXIII.



XXXIV.



n. d. Natur gez. von P. Merker.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.